УДК 599.4:591.473

М. Ф. Ковтун

СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ МЫШЦ ПЛЕЧЕВОГО ПОЯСА ПОДКОВОНОСОВ (CHIROPTERA, RHINOLOPHIDAE)

Исследования по миологии рукокрылых немногочисленны (Humphry, 1869; Macalister, 1972; Maisonneuve, 1878; Levy, 1912; Vaughan, 1959. 1966, 1970; Struhsaker, 1961; Norberg, 1968, 1972), а данные по мускулатуре Rhinolophidae имеются лишь в работе Макалистера. Среди рукокрылых, изученных Макалистером, лишь *Rhinolophus ferrumequinum* характерен для фауны СССР. Однако данные Макалистера неполные, а сведений об особенностях мускулатуры *Rh. ferrumequinum* вообще нет. Воган (Vaughan, 1970) приводит данные о строении скелета и мышц *Hypposideros armiger* — вида, близкого к подковоносам.

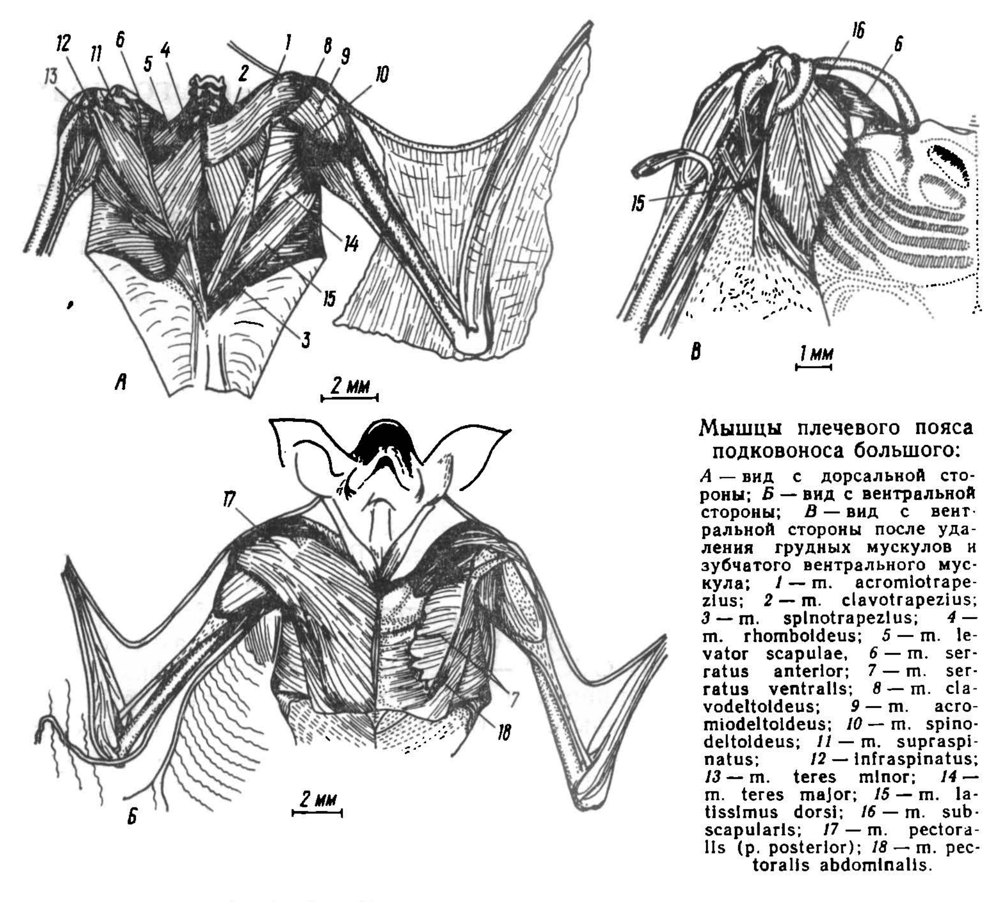
В работе представлены результаты изучения мускулатуры плечевого пояса подковоносов фауны СССР. Всего исследовано 20 подковоносов шести видов: *Rhinolophus hipposideros* Bech. (фонды Зоомузея Института зоологии АН УССР и материал автора) — 4; *Rh. blasii* Pet. (фонды ЗИН АН СССР) — 2; *Rh. euryale* Blas. (фонды Зоомузея Института зоологии АН УССР) — 2; *Rh. mehelyi* Matsch. (фонды ЗИН АН СССР, Ереванский университет) — 4; *Rh. ferrumequinum* Schreb. (материал автора) — 6; *Rh. bocharicus* Kastsch. et Akim. (фонды ЗИН АН СССР) — 2 *. Весь материал фиксирован 70%-ным спиртом. Препарировали под бинокулярной лупой МБС-2 и попутно производили промеры скелета, мышц и сухожилий, взвешивали все мышцы на торзионных весах и делали зарисовки. Для удобства изложения материала все мышцы, действующие на крыло, разделены нами на три группы: мышцы, берущие начало на туловище и оканчивающиеся на лопатке; мышцы, берущие начало на туловище и лопатке и оканчивающиеся на проксимальной трети плечевой кости, и мышцы свободной конечности. Названия мышц приводятся по общепринятой для млекопитающих терминологии. Когда речь идет о мышцах, характерных только для рукокрылых, нами использована терминология Вогана (1959). Относительный вес мускулов дается в процентах от суммарного веса мышц, действующих на грудную конечность (G). $G = \sum_{i=1}^{n} \cdot pi$ ($i = 1+2+3+\ldots+n$), где pi — вес i мышцы, n — количество мышц.

Мышцы, берущие начало на туловище и заканчивающиеся на лопатке

M. acromiotrapezius (рисунок) начинается от межостистой связки и остистых отростков 1—3-го (иногда и 4-го) грудных позвонков, оканчивается на акроминальном отростке лопатки и на части связки, иду-

* Автор признателен И. М. Громову, Н. Н. Щербаку, К. А. Татаринову, П. П. Стрелкову, В. И. Абеленцеву, Ю. И. Крочко и Э. Г. Явруяну за предоставленный материал и помощь в добывании животных.

щей вдоль ости лопатки. Мускул плоский, краниальный край его утолщен. У подковоноса малого начало смещено краниально (от остистых отростков 1—2-го грудных позвонков), у подковоноса Мегели оно простирается более каудально (от остистых отростков 1—4-го грудных позвонков). Мускул развит примерно одинаково у всех подковоносов,



Мышцы плечевого пояса подковоноса большого:

А — вид с дорсальной стороны; *Б* — вид с вентральной стороны; *В* — вид с вентральной стороны после удаления грудных мускулов и зубчатого вентрального мускула; *1* — m. acromiotrapezius; *2* — m. clavotrapezius; *3* — m. spinotrapezius; *4* — m. rhomboideus; *5* — m. levator scapulae, *6* — m. serratus anterior; *7* — m. serratus ventralis; *8* — m. clavodeltoideus; *9* — m. acromiodeltoideus; *10* — m. spinodeltoideus; *11* — m. supraspinatus; *12* — infraspinatus; *13* — m. teres minor; *14* — m. teres major; *15* — m. latissimus dorsi; *16* — m. subscapularis; *17* — m. pectoralis (p. posterior); *18* — m. pectoralis abdominalis.

вес составляет 2,85—3,55% от G. Он тянет лопатку дорсомедиально и участвует в подъеме крыла.

M. chavotrapezius начинается на остистом отростке 1-го грудного позвонка мощным сухожилием, прикрепляется на дорсальной и каудальной поверхностях дистальной трети ключицы. Мускул расширяется дистально, имеет форму треугольника. У подковоносов он хорошо дифференцирован и обнаруживает связь с предыдущим мускулом лишь в проксимальной трети. Его вес немного меньше половины веса m. acromiotrapezius. Этот мускул является антагонистом m. clavodeltoideus и m. subclavius и вместе с ними обеспечивает стабилизацию ключицы при полете.

M. spinotrapezius начинается мышечно от межостистой связки и остистых отростков 1—3-го поясничных позвонков, а также тонким апоневрозом от остистых отростков 10—11-го грудных позвонков, прикрепляется апоневрозом вдоль медиального края лопатки, доходя до ости, и частично к фасции m. rhomboideus. Тонкий и плоский мускул, его проксимальная часть шире дистальной. У подковоносов малого и

Мегели он начинается от остистых отростков 1—2-го поясничных и 9—11-го грудных позвонков. Строение его сходно у всех подковоносов, вес составляет примерно 0,85—0,95% от G. Мускул тянет лопатку медиально и каудально, участвуя в начале взмаха вверх.

M. rhomboideus начинается от межостистой связки и остистых отростков 1—5-го грудных позвонков, прикрепляется вдоль медиального края лопатки каудальнее ости лопатки. Плоский, тонкий мускул неправильной ромбовидной формы. У подковоноса малого он относительно меньше, чем у других видов и начинается от 1—3-го грудных позвонков (вес 1,13% от G). У других подковоносов строение этого мускула примерно одинаково, вес составляет 1,20—1,55% от G. Мускул тянет лопатку медиально, участвуя в завершении движения крыла вверх.

M. levator scapulae начинается двумя сухожильными тяжами на концах поперечных отростков 5-го и 6-го шейных позвонков, прикрепляется на протяжении 3 мм медиального края лопатки, краниальнее ее ости. Тонкий, лентообразный мускул. Топография и строение его сходны у всех подковоносов. Несколько сильнее развит у подковоноса Блазиуса: его вес составляет 1,02% от G, а у остальных видов — 0,85—0,94% от G. Мускул тянет медиальный край лопатки краниально.

M. serratus anterior начинается на передней поверхности 1-го ребра, прикрепляется на протяжении проксимальных $^2/_5$ медиального и медиальной половины переднего краев лопатки. Короткий и толстый мускул. Топография, строение и степень развития сходны у всех подковоносов. Вес составляет 3,22—3,32% от G. Мускул тянет лопатку вперед и вентрально.

M. serratus ventralis начинается 7—8 зубцами от края латерального отростка рукоятки грудины, наружной поверхности 2—6-го ребер (латеральнее границы реберных хрящей), далее линия начала идет по реберной дуге, доходя до дистального конца 11-го (10-го) ребра. Конвергирующие мышечные пучки прикрепляются вдоль латерального края лопатки, включая и каудальный угол лопатки, а также частично — к фасции подлопаточного мускула. Мускул состоит из пучков толстых мышечных волокон, которые идут параллельно ребрам. Топография и строение сходны у всех подковоносов. Это самый сильный мускул из описанной группы и второй по величине мускул тела. У исследованных видов его вес составляет 14,20—14,90% от G. Он тормозит движение крыла вверх (на вершине взмаха вверх) и начинает движение крыла вниз, воздействуя на лопатку. В силу различной длины мышечных волокон первыми в работу вступают передние мышечные пучки, а затем последовательно вовлекаются все остальные.

Мышцы, начинающиеся на туловище и лопатке и оканчивающиеся на плечевой кости

M. clavodeltoideus начинается вдоль вентральной поверхности дистальной четверти ключицы, прикрепляется на проксимальной трети пекторального гребня плечевой кости. Мускул у подковоносов плохо дифференцирован, и не всегда можно установить границу между ним и передней порцией грудного мускула. Очевидно, поэтому вес m. clavodeltoideus варьирует больше (от 0,85% у подковоноса большого до 3,49% у подковоноса Блазиуса), чем вес других мышц. Мускул разгибает и в разогнутом состоянии слегка пронирует плечо.

M. acromiodeltoideus начинается от акромиального отростка и от дистальных $^3/_4$ ости лопатки, заканчивается на дорсальной поверхности плечевой кости. Линия прикрепления идет сначала вдоль пекторального

гребня, а затем поперек плечевой кости, доходит до края латеральной головки трехглавого мускула и здесь заканчивается, будучи удаленной на 8 мм от большого бугра. Топография, строение и степень развития мускула сходны у всех подковоносов. Вес составляет 2,66—3,10% от G. Мускул участвует в разгибании плеча и подъеме крыла.

M. spinodeltoideus начинается на медиальном крае лопатки позади ости и от части самой ости, расположенной ближе к медиальному краю лопатки, заканчивается сухожилием на протяжении 2—3 мм дорсальной поверхности плеча, отступая примерно на 4 мм от большого бугра. Мускул сходен у всех подковоносов и имеет постоянный вес — 2,20% от G. Он участвует в подъеме крыла (абдукции) и тянет его каудально.

M. supraspinatus начинается в предостной ямке и от связки, идущей вдоль ости лопатки, закрепляется сухожилием на верхушке большого бугра плеча. Топография, строение и степень развития мускула сходны у всех подковоносов. Вес равен 1,00—1,45% от G. Он участвует в разгибании плеча, а когда оно находится в разогнутом положении — может поднимать и супинировать крыло.

M. infraspinatus начинается от ости и медиального края лопатки, не доходя 2—3 мм до ее каудального угла, а также от дна заостной ямки, заканчивается мощным сухожилием на большом бугре плечевой кости. Двуперистый мускул треугольной формы, сходен у всех подковоносов. Вес составляет 1,85—2,35% от G. Является ротатором плеча, а также поднимает и тянет каудально расправленное крыло.

M. teres minor начинается на дорсальной поверхности лопатки ближе к ее латеральному краю, каудальнее tuberculum infraglenoidale, заканчивается на большом бугре плечевой кости дистальнее предыдущего. У подковоносов этот мускул очень слабый и плотно прилежит к заостному мускулу. Относительно сильнее развит у подковоноса малого, у которого он начинается более широко на латеральной половине каудального склона заостной ямки. Очевидно, лишь у него он может принимать участие в флексии плеча. У подковоносов других видов роль его ничтожна и, по-видимому, он находится на пути редукции.

M. teres major начинается от каудального угла лопатки, дистальной трети латерального края и части дорсальной поверхности лопатки (соответствующей постлатеральной фасетке) прикрепляется на tuberositas teres плечевой кости. Топография, строение и степень развития мускула сходны у всех подковоносов. Вес составляет 1,15—1,75% от G. Он является флексором и отчасти ротатором плеча.

M. latissimus dorsi начинается от межостной связки и остистых отростков на протяжении от 11-го грудного до 4-го поясничного позвонков. Дистально мускул раздваивается, одна часть его прикрепляется вместе с m. teres major на tuberositas teres, а другая — на дистальном конце гребня малого бугра, расстояние между обеими частями 3 мм. У подковоноса малого начало мускула смещено краниально на один позвонок. Строение мускула сходно у всех подковоносов, хотя степень развития не одинакова. Сильнее всего он развит у подковоноса большого (вес составляет 2,20% от G) наиболее слабо — у подковоноса малого (1,60% от G), у остальных видов его вес составляет 1,80—1,90% от G. Мускул сгибает и пронирует плечо. Кроме того, он, очевидно, может участвовать в начале взмаха вниз и тормозить его заключительную стадию.

M. subscapularis начинается от вентральной поверхности утолщенных краев и реберной поверхности лопатки, прикрепляется мощным сухожилием на малом бугре плеча. Трехперистый мускул, строение, топография и степень развития сходны у всех подковоносов. Вес состав-

ляет 10,17—10,80% от G. Поскольку малый бугор плечевой кости, на котором прикрепляется подлопаточный мускул, выступает проксимальнее головки плечевой кости, то сокращение мускула ведет к разгибанию плече-лопаточного сустава, а когда плечо находится в разогнутом состоянии мускул осуществляет движение крыла вниз.

M. pectoralis у подковоносов, как и у других летучих мышей, состоит из двух порций: передней (pars anterior) и задней (p. posterior). P. anterior начинается от проксимальных $^{3}/_{4}$ ключицы и латерального отростка грудины и заканчивается на вентральной поверхности проксимальной трети пекторального гребня. P. posterior начинается от тела (киля) и рукоятки грудины, а также от стернальной части 2—6-го ребер и дистально — от фасции живота на протяжении 4 мм по реберной дуге. Прикрепляется на вентральной поверхности пекторального гребня. Это самый мощный мускул рукокрылых. У подковоносов передняя и задняя порции разделены нечетко, поэтому вес каждого из них часто различается даже у представителей одного вида. Однако относительный суммарный вес этих мускулов довольно близкий у всех подковоносов и составляет 33,00—34,50% от G. Отсутствие четких границ между двумя порциями грудного мускула говорит о том, что их функция сходная. Эти мускулы участвуют в опускании крыла, причем задняя порция играет основную роль.

M. pectoralis abdominalis начинается от фасции живота и заканчивается тонким апоневрозом на проксимальной части пекторального гребня плечевой кости, а иногда пучки его апоневроза идут к коракоидному отростку и фасции двуглавого мускула плеча. Тонкий лентообразный мускул дистально суживается и истончается, переходя на уровне дистальной трети в апоневроз. У подковоносов дистальная часть мускула может частично срастаться с задней порцией грудного мускула. Строение, топография и степень развития сходны у всех подковоносов. Вес составляет: у подковоноса малого — 0,65%, а у остальных — 0,85—1,00% от G. Мускул является флексором и пронатором плеча.

В настоящем сообщении мы рассмотрели мышцы, воздействующие на крыло посредством лопатки (первая группа) и — непосредственно (вторая группа), т. е. мышцы, обеспечивающие маховые движения крыльев. Поскольку описанные мышцы, в общем, имеют сходное строение и относительное развитие, то, очевидно, и летательные характеристики у подковоносов сходные. Некоторые отличия от общего плана свойственны подковоносу малому.

ЛИТЕРАТУРА

Humphry G. M. The Myology of the Limbs of Pteropus.— J. Anatomi and Phys., 1869, **13**, p. 294—319.

Levy S. Vergleichend anatomische und physiologische Untersuchungen uber die Flugmusculatur der Chiropteren und uber die Morphologie des Rectus abdominis derselben.— Arch. Naturgesch., 1912, **78** (A), S. 30—63.

Macalister A. B. The Myology of the Chiroptera.— Phil. Transact. Royab. soc., 1872, **162**, London, p. 125—171.

Maisonneuve P. Traite de L'osteologie et de la myologiai du Vespertilio murinus. Paris, 1878, 325 p.

Norberg U. M. Functional Osteology and Myology of the wing of Plecotus au ritus Linnaeus (Chiroptera).— Arkiv for Zoology, 1968, **22**, N 5, p. 483—543.

Norberg U. M. Functional Osteology and Myology of the Wing of the Dog-Fared Bat, Rousettus aegypticus (E. Geoffroy) (Mammalia, Chiropera).— J. Morph. Tiere, 1972, 73, p. 1—44.

Struhsaker T. T. Morphological factors regulating flight in bats.— Mammalogy, 1961, **42**, N 2, p. 152—159.

V a u g h a n T. A. Sunctional morphology of three bats: E umops, Myotis, Macrotus. Univ. Kansas, Mus. Nat. Hist., 1959, **12**, p. 1—153.
V a u g h a n T. A. Morphology and flight characteristic of molossid bats.— J. Mammalogy, 1966, **47**, p. 249—260.
V a u g h a n T. A. The muscular system. In: Biology of bats, vol. 1. New-York — London, 1970, p. 139—194.

Институт зоологии
АН УССР

Поступила в редакцию
13.XI 1974 г.

M. F. Kovtun

COMPARATIVE MORPHOLOGY OF THE SHOULDER GIRDLE MUSCLES IN HORSESHOE BAT (CHIROPTERA, RHINOLOPHIDAE)

S u m m a r y

The article deals with the results of studies of the shoulder girdle musculature in six horseshoe bat species of the USSR fauna. A description of the musculature and weight characteristics of all muscles are given. A comparative analysis of these characters in the studied species is carried out.

Institute of Zoology, Academy of Sciences,
Ukrainian SSR